

## REPRODUCTION SEXUÉE CHEZ *ERYTHROTRICHIA CARNEA* (RHODOPHYCEAE, ERYTHROPELTIDALES)

Francis MAGNE

Laboratoire de Biologie Végétale Marine, 7 quai  
Saint-Bernard 75252 Paris cedex 05

**RÉSUMÉ** - L'*Erythrotrichia carnea* (Dillwyn) J. Agardh a été rencontré pour la première fois à l'état d'individus sexués. Sur les parties âgées des thalles se forment des monospores apparemment identiques à celles, couramment observées chez cette espèce, qui sont connues pour redonner directement des thalles semblables aux parents. Dans le matériel (sauvage) observé, ces monospores se sont en fait développées en petits gamétophytes tricellulaires dont la cellule apicale produit une spermatie puis se comporte en carpogone. Après fécondation de celui-ci, le zygote reste en place puis en se cloisonnant devient l'origine d'une file cellulaire implantée sur le gamétophyte et dont les cellules des parties âgées deviennent des monosporocystes. Certaines particularités justifient l'hypothèse d'une méiose lors de la constitution du gamétophyte, et d'un état diploïde du filament producteur de monospores. La discussion porte sur des particularités de la gamétogenèse et de la fécondation, sur le cycle de développement, sur les conditions d'induction de la méiose et sur les implications phylogénétiques des phénomènes observés.

**ABSTRACT** - A wild sexual population of *Erythrotrichia carnea* (Dillwyn) J. Agardh has been observed for the first time. Typical monospores are produced on old parts of filaments. Each spore develops a tricellular gametophyte, the apical cell of which produces in first a spermatium, then becomes a carpogonium. After fertilization, the zygote stays on and originates a linear series of cells implanted on the gametophyte; in old parts of this filament monospores are produced. According to a suggested hypothesis, meiosis and gametophyte formation should be contemporary, and the adult filament should be diploid; this opinion is supported by observed details. Several topics are discussed: the particularities of gametogenesis and fertilization, the life history, the inducing conditions of meiosis and the phylogenetical implications of these facts.

**MOTS CLÉS** : gamétogenèse, méiose, cycle de développement, phylogénie, *Erythrotrichia*, Erythropeltidales, Rhodophyceae.

## INTRODUCTION

Bien que l'existence d'une reproduction sexuée ait été signalée dès la fin du siècle dernier par Berthold chez *Porphyrostromium obscurum* (Berthold) Kornmann (Berthold, 1882, sous le nom de *Erythrotrichia obscura* Berthold), puis chez *Smithora naiadum* (Anderson) Hollenberg par Knox (1928, sous le nom de *Porphyra naiadum* Smith) et par Hollenberg (1959), la présence d'un tel phénomène, chez des algues rassemblées aujourd'hui dans l'ordre des Erythropeltidales, a été mise en doute à plusieurs reprises, en particulier par Drew (1956) et par Dixon (1973). Mais, depuis peu, cette question est redevenue d'actualité. En effet, la présence de gamètes et d'une fécondation a été réaffirmée et prouvée chez *Porphyrostromium obscurum* par Kornmann (1987), tandis que Hawkes (1988) a étudié en microscopie électronique la formation des gamètes chez *Smithora naiadum* et fourni en outre un début de preuve cytologique d'une fécondation.

Chez *Erythrotrichia carnea* (Dillwyn) J. Agardh, autre Erythropeltidale, rien de comparable n'avait été observé jusqu'à ce jour. Le thalle est constitué d'une file de cellules cylindriques, toutes semblables à l'exception de la cellule de base qui prend la forme, soit d'un disque fixateur à bords lobés, dans la nature (Rosenvinge, 1909), soit d'un rhizoïde, dans les cultures (Chemin, 1937). Il produit des monospores, seuls organes de multiplication connus jusqu'ici. On sait, depuis Chemin (*o.c.*), que ces monospores redonnent de nouveaux thalles que l'on considère comme rigoureusement équivalents au thalle d'origine et qui produisent à leur tour des monospores. Tout se déroulerait donc en absence de phénomènes sexuels.

Dans un tel contexte, il nous a été donné de pouvoir étudier une population d'*Erythrotrichia carnea* chez laquelle la reproduction présentait des caractères qui ne peuvent être interprétés que comme des manifestations d'une sexualité. La description de ces phénomènes et la discussion des implications font l'objet de la présente publication.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

L'*Erythrotrichia carnea* a été rencontré en épiphyte sur des frondes de *Codium multiforme* (Smith) Greville récoltées à une profondeur de 1 à 2m dans le "vivier" de la Station Biologique de Roscoff (Finistère, France), vaste réservoir d'eau de mer à ciel ouvert dans lequel les conditions sont celles d'un mode remarquablement abrité. Cette récolte a eu lieu en septembre, après une longue période de journées particulièrement ensoleillées, alors que la longueur du jour était, du lever au coucher du soleil, d'environ 10h 45.

La plupart des observations ont été effectuées sur le vivant immédiatement après la récolte; d'autre part, du matériel a été réservé pour des études ultérieures après fixation au formol à 5%.

Enfin, des cultures, dans du milieu ES de Provasoli dit "maigre" (cf. Magne 1986), ont été préparées soit à partir de spores, soit à partir de segments de thalles prélevés sur ce même matériel.

## OBSERVATIONS

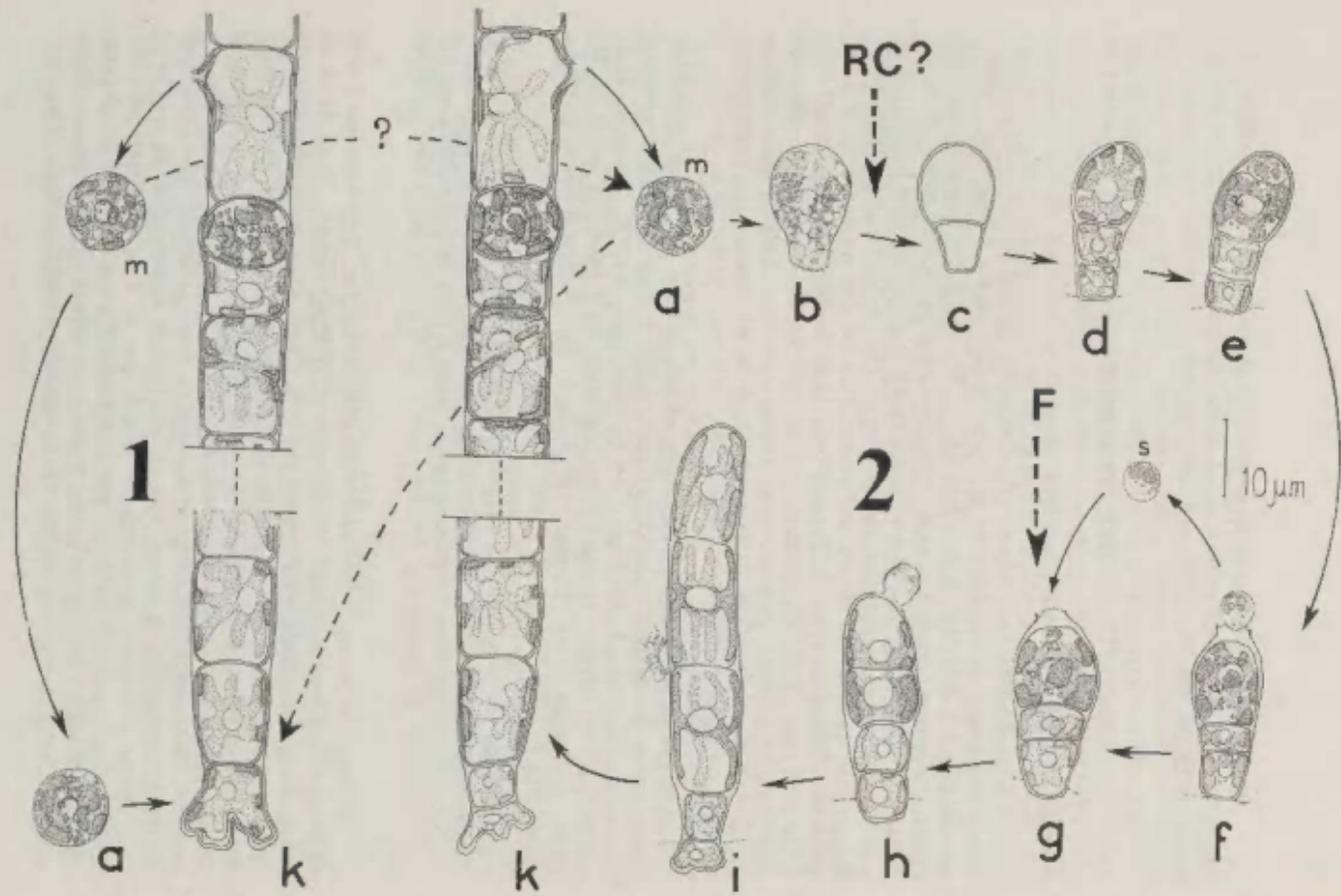
### 1 - Observations *in vivo* sur le matériel sauvage

Sur les frondes de *Cutleria*, l'*Erythrotrichia carnea* formait une population relativement dense donnant au support une légère teinte rose. On y rencontrait des individus d'âges très variés. Beaucoup atteignaient une longueur de 1cm et produisaient de nombreuses monospores selon le mode mettant en oeuvre une division avec intervention d'une cloison courbe, ainsi que l'ont figuré en particulier les travaux de Thuret (*in* Le Jolis 1863) et de Rosenvinge (1909). Au cours de l'élaboration de ces monospores il a été possible d'observer que la division qui leur donne naissance n'est tout d'abord qu'un clivage du protoplasme du sporocyste sans que soit élaborée une cloison, et que celle-ci ne se forme que plus tard (Figure 2k); le sporocyste est donc un métacyste, selon une terminologie récemment proposée (Magne 1989).

Les jeunes individus, formés de quelques cellules ou même seulement de la spore fondatrice fixée depuis peu, étaient d'autant plus nombreux qu'on se rapprochait de l'apex de la fronde-support et restaient seuls présents sur le dernier demi-millimètre du thalle du *Cutleria*; en revanche, les poils prolongeant ce dernier en étaient au contraire complètement dépourvus.

L'étude de ces jeunes individus a permis de reconstituer presque entièrement la succession des étapes du développement de cette espèce dans la population examinée, depuis la spore jusqu'à l'âge adulte caractérisé par la production de spores. Ce développement se déroule comme suit (Figures 2 à 8).

Lorsque la monospore, issue d'un individu adulte, s'est fixée sur l'hôte (Figure 2a), elle grossit tout en devenant piriforme (Figures 2b et 3). A ce moment, elle est vraisemblablement pourvue d'une paroi, mais l'épaisseur de celle-ci n'est pas perceptible, même au plus fort grossissement du microscope; son contenu est très opaque et la forme étoilée du plaste, si caractéristique, n'est plus reconnaissable. Le stade suivant, qui n'a pas été observé, est supposé correspondre à la figure 2c où la cellule, ayant subi une division transversale, a donné une cellule distale volumineuse et renflée et une cellule proximale sensiblement cylindrique et d'un diamètre moindre. Cette cellule proximale se divise transversalement à son tour. Le jeune thalle est alors formé d'une partie basale bicellulaire supportant une grosse cellule apicale à base élargie (Figure 2d). On observe à ce stade des caractères parti-

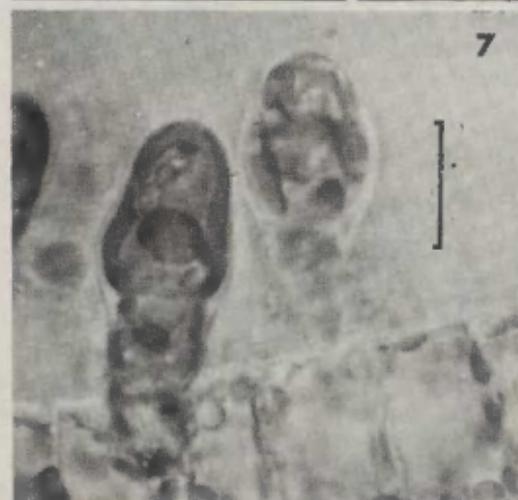


culiers au niveau de la paroi: la couche interne de celle-ci, qui constitue une enveloppe propre à chaque cellule et qui d'autre part sera bien visible plus tard au stade adulte (Figure 2k), n'est pas encore perceptible et la couche externe est sensiblement plus épaisse autour de la cellule apicale qu'à la base. On note encore d'autres différences entre les cellules basales et la cellule apicale: les premières ont toujours un cytoplasme limpide et un plaste pâle tandis que, dans la cellule apicale, ce dernier est plus brillamment coloré et le cytoplasme y est dans certains cas plus dense, masquant la forme étoilée du plaste. Ce dernier aspect du cytoplasme correspond très certainement à une phase de division du contenu de la cellule apicale, car le stade qu'on peut logiquement classer à la suite (Figure 2e) montre qu'un clivage du protoplasme est intervenu dans sa partie supérieure où s'est individualisée une petite cellule, tandis que le protoplasme a recouvré sa limpidité primitive; on peut observer alors que les deux protoplasmes issus de sa division ne sont pas séparés par une paroi mais seulement juxtaposés (Figure 4). Puis la petite cellule est émise à l'extérieur (Figures 5 et 6), à travers la paroi de la zone apicale qui s'en trouve modifiée: elle perd en effet sa réfringence à cet endroit et s'épaissit, ce qui constitue une papille apicale (Figures 2f et 2g). La petite cellule libérée forme une sphère d'environ  $5\mu\text{m}$  de diamètre, apparemment dépourvue de paroi et contenant un (parfois deux) lambeau de plaste sans pyrénoïde; elle ne présente aucune trace d'appareil flagellaire et flotte passivement. La petite cellule émise est une spermatie, et la cellule dans laquelle elle s'est formée est un spermatocyste.

On retrouve ensuite la spermatie fixée sur la papille de la cellule apicale d'un individu parvenu au même stade que celui qui l'a produite; cette cellule apicale, qui a fonctionné déjà comme spermatocyste et qui maintenant accepte une spermatie, est donc devenue un carpogone (Figure 7). Il est très difficile, sinon impossible, de distinguer une spermatie en cours d'émission d'une autre en train de se fixer; toutefois, il a été possible d'observer quelques cas où une spermatie, au contenu très limpide et encore

---

Fig. 1 et 2: *Erythrotrichia carnea*, cycles de développement. 1: cycle direct asexué. - 2: cycle sexué. - a: monospore récemment libérée. - b: monospore fixée et en cours de germination. c: stade (supposé) bicellulaire. - d: stade tricellulaire. - e: formation d'une spermatie par une division, inégale et sans cloison, de la cellule apicale. - f: libération de la spermatie. - g: la cellule apicale, présentant une papille, est un carpogone prêt à la fécondation. h et i: jeunes thalles après fécondation, portant des restes de spermaties, et dont la lignée zygotique a subi respectivement une et deux divisions. - k: thalle adulte produisant des monospores. - (N.B.: le stade 2c n'a pas été observé; le passage du cycle asexué au cycle sexué n'a pas encore été démontré; les figures 2b, 2d, 2e, 2f, 2g, 2h et 2i sont la reproduction de dessins d'observations exécutés à la chambre claire, à l'échelle  $10\mu\text{m}$ ). F: fécondation; RC: réduction chromatique; m: monospore; s: spermatie.



fixée à sa cellule productrice (Figures 2f et 6), s'en est séparée durant le temps de l'observation, ainsi que d'autres - bien plus nombreux - où la spermatie, entourée cette fois d'une paroi souvent fripée, ne renfermait plus qu'un contenu en dégénérescence avec un plaste devenu vert ou complètement décoloré; ces derniers cas ne peuvent être interprétés que comme consécutifs à une fécondation.

Le stade suivant est caractérisé par une élongation et une division transversale de la cellule réceptrice (Figure 2h); c'est aussi à ce moment que débute le plus souvent la transformation de la cellule basale en un disque fixateur à contours plus ou moins lobés-digités. L'élongation, qui semble se faire essentiellement au voisinage de l'apex, a pour effet de rejeter sur le côté la paroi vide de la spermatie qui persiste parfois longtemps comme un témoin (Figures 2h, 2i et 8); quant à la division transversale de la cellule apicale, elle n'est que la première de toutes celles qui vont assurer la croissance du thalle en longueur jusqu'à l'état adulte (Figure 2k). Durant cette croissance, on observe que le diamètre des cellules augmente sensiblement lui aussi, à l'exception des deux cellules de base qui conservent leur faible coloration et leur petite taille et qui souvent même s'affaissent sur elles-mêmes. Le rouge de ruthénium ne colore rien dans la paroi au niveau de ces deux cellules basales, mais teint nettement la couche la plus externe de la paroi de toutes les autres cellules.

Les observations rapportées ici ont pu être effectuées sur tous les échantillons de matériel fraîchement récoltés, et tous les individus d' *E. carnea* observés présentaient des signes évidents d'une origine sexuée; ce qui, incidemment, conduit à admettre que toutes les monospores produites à l'état sauvage étaient destinées à se développer en gamétophytes. Mais, sur ce même matériel transporté au laboratoire et conservé en stabulation (en eau non renouvelée et en lumière naturelle atténuée), les manifestations d'activité sexuelle et notamment la production de spermaties se sont raréfiées dans les heures suivantes pour cesser complètement le deuxième jour.

---

Fig. 3 à 8: *Erythrotrichia carnea*, jeunes thalles sexués. - 3: monospore fixée et en cours de germination. - 4 et 5: parties apicales, observées dans deux plans différents, de deux thalles tricellulaires ayant formé chacun une spermatie; celle de droite est encore contenue dans le spermatocyste, celle de gauche est en train de s'échapper. - 6: thalle tricellulaire émettant sa spermatie. - 7: deux thalles tricellulaires dont la cellule apicale est à l'état de carpogone. - 8: thalle quadricellulaire, portant à l'apex les restes d'une spermatie; après fécondation, la cellule apicale-carpogone s'est divisée une fois (l'échelle est commune à toutes les figures).

## 2 - Observations sur matériel en culture

Des monospores, produites par du matériel sauvage dès la récolte de celui-ci, ont été recueillies sur lames de verre et ont été mises en culture (milieu ES de Provasoli "maigre", lumière naturelle atténuée, température 18°C environ). Elles se sont développées en plantules, mais sans présenter aucun des caractères si particuliers observés chez les individus jeunes prélevés dans la nature, et chaque plantule constituée déjà de quelques cellules présentait à sa base un rhizoïde, étant en cela semblable à celles décrites par Chemin (1937, p. 28 et figure 8).

Parallèlement, d'autres cultures ont été établies à partir de segments de thalles adultes provenant du même matériel sauvage. Ces segments sont devenus eux-mêmes des thalles adultes dont les monospores se sont, elles aussi, développées en nouveaux individus jusqu'à l'état adulte selon le mode direct, sans présenter d'épisode sexué; enfin, les monospores produites par ces derniers se sont comportées à leur tour de la même façon. Il a été possible en outre de constater, sur ce même matériel, que lorsqu'une monospore se développe sur un support organique (autre thalle d'*E. carnea*), la cellule de base ne forme pas un rhizoïde comme elle le ferait au contact d'une lame de verre, mais directement un disque de fixation à marges lobées. Ces deux types de plantules, remarqués déjà par plusieurs auteurs (Hamel 1924; Chemin 1937; Kormann & Sahling 1985), sont donc bien dus à des supports de nature différente, comme cela a été suggéré par Chemin (*o.c.*) et démontré par Kormann & Sahling (*o.c.*).

## DISCUSSION

Les documents présentés ici établissent l'existence d'une sexualité chez *Erythrotrichia carnea* où le seul mode de reproduction connu jusqu'à présent reposait sur l'existence de monospores.

### 1 - Les manifestations de la sexualité

Les organes sexués sont remarquables: il n'existe qu'un seul type de gamétocystes, et *a fortiori* que des gamétophytes monoïques. Chaque gamétocyste se comporte successivement en spermatocyste puis en carpogone. Il produit tout d'abord, en fonctionnant selon le type métacyste (cf. Magne 1989), une spermatie qui est libérée, puis il en accepte une, vraisemblablement différente, - qui se fixe sur lui et dont, selon toute vraisemblance, il incorpore le noyau au moins. Il fonctionne ainsi comme carpogone et ne présente à ce titre, pour toute différenciation, qu'une papille formée par une modification localisée de la paroi.

On ne connaît qu'un seul autre cas d'un tel comportement chez les Rhodophycées; c'est celui d'une autre Erythropeltidacée, *Smithora naiadum*, récemment examinée par Hawkes (1988). Toutefois, les preuves d'un com-

portement successivement mâle puis femelle des gamétocystes de cette espèce, apportées par cet auteur, peuvent être tenues pour encore fragiles. Elles se réduisent en effet à une unique micrographie à faible grossissement (*o.c.*, figure 8) montrant, fixé sur une protubérance d'une cellule qui a déjà fonctionné comme spermatocyste, un corps sphérique que l'auteur considère comme une spermatie; or la faible définition cytologique de l'image ne permet pas d'affirmer qu'il en est bien ainsi. De sorte que les résultats du présent travail, en apportant la preuve qu'un gamétocyste fonctionnant successivement comme mâle puis comme femelle existe effectivement chez une espèce de position systématique voisine, constituent un puissant soutien pour la thèse de Hawkes.

Chez *Porphyrostromium obscurum*, autre Erythropeltidacée chez qui Kornmann (1987) a confirmé l'existence d'une reproduction sexuée, les gamétocystes se comportent peut-être aussi, successivement, en mâles et en femelles; toutefois, les conditions de l'observation n'ont pas permis, comme chez *E. carnea*, d'en apporter une preuve formelle.

## 2 - Le cycle de développement

Ainsi que l'a rappelé l'Introduction, on ne connaissait jusqu'à présent chez cette espèce qu'un cycle direct dépourvu de sexualité, au cours duquel les monospores redonnent directement des thalles semblables à ceux d'origine, ce que retrace la figure 1. L'existence de ce cycle est attestée par les résultats des cultures de Chemin (1937) et de Kornmann & Sahling (1965) ainsi que par ceux de certaines des cultures entreprises au cours de la présente étude (cf. plus haut: cultures préparées à partir de segments de thalles).

Mais, comme le montrent les observations rapportées ici, la monospore peut aussi dans certains cas donner une plantule de nature gamétophytique, sur laquelle le zygote résultant de la fécondation demeure fixé puis se développe en un filament producteur de monospores. Il existe donc aussi chez *E. carnea* un cycle de développement sexué que retrace la figure 2. Le fait, d'une part, que dans la population sauvage on n'a rencontré que des individus présentant une sexualité et que, d'autre part, toutes les cultures entreprises ont donné plusieurs générations successives uniquement à partir de monospores, prouve bien que chacun des deux cycles peut se dérouler entièrement sans intervention de l'autre et que les deux types de thalle, l'un sexué l'autre asexué, ne représentent pas deux générations alternantes.

Si, dans le cycle sexué, la place de la fécondation est évidente, en revanche on ignore encore celle de la méiose. Celle-ci ne peut avoir lieu qu'après la rencontre des deux gamètes. Or aucun indice, tel qu'une formation simultanée de quatre cellules, ou qu'un rejet de noyaux comme il s'en produit chez *Lemanea* (cf. Magne 1967), ne permet de penser que les premières divisions du noyau zygotique pourraient être accompagnées d'une

réduction chromatique. De même, il est peu probable que la méiose ait lieu au moment de la formation des monospores: l'élaboration de la spore dans le sporocyste semble être un épisode rapide peu en rapport avec la longue opération que représente la méiose et d'autre part il n'est produit à chaque fois qu'une spore et non quatre comme c'est le cas lorsqu'une méiose accompagne une sporogénèse. La méiose ne pourrait donc plus se situer qu'entre la germination de la monospore et la formation des gamètes, puisque ceux-ci sont haploïdes. On peut alors proposer l'hypothèse suivante: la première - au moins - des deux divisions nucléaires qui constituent la méiose aurait lieu dans la monospore en cours de germination; la forte opacité du contenu protoplasmique à ce moment (Figure 2b) reflèterait une activité cellulaire intense accompagnant la longue prophase hétérotypique. L'étape suivante reste incertaine; il se pourrait qu'une cloison sépare les deux noyaux résultant de cette première division, aboutissant à une plantule bicellulaire (Figure 2c) dont la cellule inférieure seule se recloisonnerait ensuite (Figure 2d); mais il se pourrait également que les deux divisions nucléaires se succèdent sans cloisonnement, celui-ci intervenant ensuite en délimitant simultanément deux cellules de base uninucléées et une cellule apicale binucléée dont chacun des noyaux serait destiné à l'un des gamètes. Le fait de n'avoir rencontré aucune plantule bicellulaire dans une population nombreuse laisse penser que la seconde de ces suppositions pourrait être la plus proche de la réalité.

Selon l'interprétation du développement qui vient d'être proposée, le cycle sexué de cette espèce comporterait seulement la succession d'un gamétophyte haploïde tricellulaire né d'une monospore, et d'une génération diploïde née du zygote, implantée sur le gamétophyte et produisant des monospores diploïdes elles aussi. Cette seconde génération, présentant les caractères d'un carposporophyte, serait donc à interpréter comme tel, et les monospores produites dans ces conditions seraient des carpospores. En outre, le déroulement complet du cycle sexué ne nécessiterait qu'un seul type d'individus.

Il est très probable qu'il y a, dans la nature, passage du cycle sexué au cycle asexué, et réciproquement. Le premier est établi par certains faits; on a vu en effet que les monospores de la population sauvage, toutes destinées à se développer en gamétophytes, se développent en réalité en thalles asexués dès qu'elles sont transférées dans un milieu différent (les conditions du laboratoire). Le passage inverse - du cycle asexué au cycle sexué - n'a pas été observé; les monospores de toutes les cultures de cette espèce, et quelle que soit leur origine, aussi bien au cours des présentes recherches que de celles d'autres auteurs (Chemin 1937; Kornmann & Sahling 1985), ne se sont jamais développées qu'en individus asexués. On doit pourtant envisager l'existence d'un passage dans ce sens; si ce passage n'existait pas, il faudrait admettre l'existence de deux types distincts de populations d'*E. carnea*, l'un asexué et l'autre sexué, ce dernier ne pouvant qu'alimenter le premier par

des monospores asexuées, ou bien s'auto-perpétuer mais alors dans d'étroites conditions de milieu rendant son existence précaire et le vouant à l'extinction à plus ou moins long terme, puisqu'une simple modification de l'environnement suffit pour supprimer la sexualité.

Le déterminisme de ce passage vers un état sexué nous est pour le moment inconnu. Il n'est certainement pas endogène puisque des modifications d'ambiance suffisent à l'annuler. Il est donc d'origine externe et doit être recherché dans une induction exercée par les facteurs de l'environnement. Au nombre de ceux-ci on doit compter la nature de l'hôte sur lequel se développe *E. carnea*; l'espèce n'y est certainement pas insensible, puisqu'elle fait une différence entre le thalle du *Cutleria* et les poils de la zone trichothallique sur lesquels elle ne s'installe jamais. On peut penser que cette induction s'exerce sur les monospores elles-mêmes au moment de leur germination, puisque celles de la nature, ambivalentes, orientent leur développement selon les conditions régnantes. On peut penser aussi à un mécanisme plus complexe où l'induction au développement de type sexué serait donnée à la monospore dès sa formation ou peut-être même, plus tôt encore, au thalle qui la produit. Le fait que l'ensemencement des monospores formées dans la nature n'ait procuré aucun thalle sexué, indique de façon significative que la première de ces deux hypothèses est à préférer.

### 3 - Les implications à signification évolutive

De façon quasi-implicite, et depuis toujours, *E. carnea* a été considéré par les phycologues comme une Rhodophycée "primitive", en raison de certains de ses caractères jugés archaïques. Si l'absence de reproduction sexuée ne peut plus dorénavant être reconnue comme l'un de ceux-ci, il reste encore la simplicité morphologique et structurale, en particulier l'absence de ramifications vraies et de synapses, caractères qui sont ceux d'un archéthalle (Chadefaud 1960; Magné 1988). Il faut y ajouter l'absence de différenciation des organes sexués: ni le spermatocyste ni le carpogone ne diffèrent réellement d'une cellule végétative, et les spermaties possèdent un plaste fonctionnel ce qui est, comparativement à la presque totalité des autres Rhodophycées chez qui les spermaties sont incolores, une marque d'archaïsme.

Si donc on admet que cette espèce est primitive, on peut considérer comme également archaïques d'autres caractères qu'elle présente et en tirer des conclusions d'ordre phylogénétique.

Ainsi, une caractéristique remarquable - qui certainement existe aussi chez *Smithora* - consiste dans le fonctionnement comme gamétozyste, successivement mâle puis femelle, d'une seule et même cellule. Ce phénomène, limité jusqu'à présent semble-t-il aux seules Erythropeltidales, pourrait peut-être représenter l'un des stades les plus archaïques de la différenciation sexuelle.

Un autre trait particulier est la possession d'un cycle sexué apparemment dépourvu de tétrasporophyte. Ce cycle digénétique, existant chez une espèce primitive par ses autres caractères, pourrait être considéré comme représentatif de ce qu'a du être le cycle des Rhodophycées ancestrales. Celui-ci n'aurait donc pas été trigénétique dès l'origine ainsi que l'avait supposé Feldmann (1952); il n'aurait comporté à ce moment qu'un gamétophyte et un carposporophyte et le tétrasporophyte que nous connaissons aujourd'hui ne serait apparu qu'ensuite. En fait, une telle conception se heurte à deux difficultés. Tout d'abord, il faudrait expliquer par quel mécanisme un tétrasporophyte serait venu, à un certain moment, s'intercaler entre la production de monospores et le gamétophyte; on n'en connaît actuellement aucun exemple. Ensuite, un doute naît, relativement à l'archaïsme attribué à ce type de cycle, lorsqu'on considère le développement du *Porphyrostromum obscurum*, forme proche des *Erythrotrichia* et présentant elle aussi une sexualité. Bien qu'incomplètement connue encore, ce développement comporte une alternance apparemment obligatoire entre des gamétophytes filamenteux et des individus discoïdes (Kornmann 1987); le cycle correspondant est donc bien différent de celui d'*E. carnea* où n'existe qu'une seule catégorie de thalles. Ceci montre qu'au sein même du groupe restreint des Erythropeltidales le cycle sexué s'est diversifié en plusieurs types, et donc que chacun de ceux-ci est plus vraisemblablement dérivé qu'ancestral. Il semble donc difficile de considérer le cycle sexuel de l'*E. carnea* comme représentant par excellence le cycle originel des Rhodophycées. Mais il reste possible de proposer pour ce cycle une interprétation alternative. Selon celle-ci, le tétrasporophyte apparemment absent pourrait, consécutivement à une réduction très poussée comme d'autres Rhodophycées en offrent déjà des exemples (Magne 1972, 1982, 1987), n'être plus représenté que par la monospore en cours de germination. Celle-ci, dans la mesure où elle est le lieu de la méiose ainsi qu'on l'a proposé plus haut, peut être assimilée à un tétrasporocyste; le tétrasporophyte serait donc, non seulement réduit à une seule cellule en cours de division, mais de plus il serait transitoire, cette cellule se transformant ensuite en gamétophyte; ainsi le cycle, malgré les apparences, rentrerait dans le cadre des cycles trigénétiques.

#### REMERCIEMENTS

L'auteur exprime sa reconnaissance à Monsieur le Directeur de la Station Biologique de Roscoff où ce travail, à partir d'une observation fortuite de Mademoiselle A.-M. Mannino, a pu être mené à bien, et aussi tout particulièrement à Madame J. Cabioch, Maître de Conférences à la Station, qui lui a procuré des moyens et de précieuses indications techniques. Il remercie également Monsieur C. Bidoux et Madame M. Godrant pour leur aide dans la préparation de l'illustration.

## BIBLIOGRAPHIE

- BERTHOLD G., 1882 - Die Bangiaceen des Golfes von Neapel. *Fauna Flora Golf Neapel* 8: 1-28.
- CHADEFAUD M., 1960 - Les végétaux non vasculaires, Cryptogamie. In CHADEFAUD M. & EMBERGER L., *Traité de Botanique*. Paris, Masson, Vol. 1, XV + 1018p.
- CHEMIN E., 1937 - Le développement des spores chez les Rhodophycées. *Rev. Gén. Bot.* 49: 205-371, 4 pl.
- DIXON P.S., 1973 - *Biology of the Rhodophyta*. Oliver & Boyd, Edinburgh.
- DREW K.M., 1956 - Reproduction in the Bangiophycidae. *Bot. Rev.* 22: 553-611.
- FELDMANN J., 1952 - Les cycles de reproduction des Algues et leurs rapports avec la phylogénie. *Rev. Cytol. Biol. Vég.* 13: 1-49.
- HAMEL G., 1924 - Floridées de France. Bangiales. *Rev. Algol.* 1: 278-293.
- HAWKES M.W., 1988 - Evidence of sexual reproduction in *Smithora naiadum* (Erythropeltidales, Rhodophyta) and its evolutionary significance. *Brit. Phycol. J.* 23: 327-336.
- HOLLENBERG G.J., 1959 - *Smithora*, an interesting new algal genus in the Erythropeltidaceae. *Pacific Naturalist* 1: 3-11.
- KNOX E., 1928 (1926) - Some steps in the development of *Porphyra naiadum*. *Publ. Puget Sound Biol. Sta.* 5: 125-135.
- KORNMANN P., 1987 - Der Lebenszyklus von *Porphyrostromium obscurum* (Bangiophyceae, Rhodophyta). *Helgoländer Meeresuntersuch.* 41: 127-137.
- KORNMANN P. & SAHLING P.-H., 1985 - Erythropeltidaceen (Bangiophyceae, Rhodophyta) von Helgoland. *Helgoländer Meeresunters.* 39: 213-236.
- LE JOLIS A., 1863 - Liste des algues marines de Cherbourg. *Mém. Soc. imp. Sci. nat. Cherbourg* 10: 5-168.
- MAGNE F., 1967 - Sur le déroulement et le lieu de la méiose chez les Lémanécées (Rhodophycées, Némationales). *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 265: 670-673.
- MAGNE F., 1972 - Le cycle de développement des Rhodophycées et son évolution. *Bull. Soc. Bot. France, Mém.* 247-268.
- MAGNE F., 1982 - On two new types of life history in the Rhodophyta. *Cryptogamie, Algol.* 3: 265-271.
- MAGNE F., 1986 - Anomalies du développement chez *Antithamnionella sarniensis*. I: Formation et début du développement des tétraspores. *Cryptogamie, Algol.* 7: 135-147.
- MAGNE F., 1987 - La tétrasporogénèse et le cycle de développement des Palmariales: une nouvelle interprétation. *Cryptogamie, Algol.* 8: 273-280.
- MAGNE F., 1988 - Sur les notions d'archéthalle et de nématothalle. *Cryptogamie, Algol.* 9 (4): 265-271.
- MAGNE F., 1989 - Classification et phylogénie des Rhodophycées. *Cryptogamie, Algol.* 10 (2): 101-115.

ROSENVINGE L.K., 1909 - The marine algae of Denmark. Vol. I, Rhodophyceae. Part 1, Bangiales and Nemalionales. *Kongel Danske Vidensk. Selsk. Naturvidensk. Math. Aft.* 7: 1-151.